

Contribution à l'embryogénèse des Tuniciers

FORMATION DES CAVITÉS PÉRIBRANCHIALES DU PÉRICARDE ET DE L'ÉPICARDE CHEZ LES *POLYCLINIDAE* (*MORCHELLIUM ARGUS*)

PAR

PAUL BRIEN

FRANCINE BLANJEAN

(Laboratoire de Biologie animale. Faculté des Sciences. Université Libre de Bruxelles).

Un récent mémoire de Marc DE SELYS LONGCHAMPS (5) a rendu de l'actualité au problème de l'origine du cœur des Tuniciers "posé depuis plus de soixante-dix ans".

Marc DE SELYS LONGCHAMPS l'avait déjà abordé avec une grande rigueur dans son mémoire de 1900 consacré au développement du cœur, du péricarde et des épicarides de *Ciona intestinalis* (4). C'est en reprenant l'étude d'un matériel embryologique de *Clavelina*, pour mettre en ordre de publication, un travail inachevé de son maître, Edouard VAN BENEDEN (19), que M. Marc DE SELYS LONGCHAMPS découvre l'origine de l'ébauche cardiaque sous la forme d'une plaque médiane mésoblastique née de la confluence, sous l'endoblaste, des extrémités ventrales gauche et droite, des deux expansions latérales du mésoblaste primaire, homologues exactement aux lames latérales du mésoblaste des vertébrés dont les extrémités ventrales forment, précisément, dans ce groupe, le péricarde.

L'origine du cœur des Tuniciers se trouve donc "réellement conforme à ce qui est réalisé chez les Vertébrés".

Cette découverte aussi remarquable que satisfaisante, éclaire un des derniers points restés obscurs dans l'embryologie descriptive des Tuniciers et au sujet duquel des opinions contradictoires s'étaient affrontées avec autant de bonne foi que de persévérance, mais sans parvenir cependant à convaincre.

*
* *

C'est à la suite de cette publication que nous avons repris l'embryologie des Polyclinidae, en nous attachant plus particulièrement à l'étude de la formation du péricarde, de l'épicarde et des cavités péribranchiales.

L'état actuel de nos connaissances sur le développement de ces organes est trop bien connu que pour le rappeler une fois encore. Il fait l'objet de chapitres détaillés par KORSCHULT et HEIDER dans *Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere*, par SEELIGER (17) dans le *Bronn's Tier Reich* et par HUUS (6) dans le *Handbuch der Zoologie* (KUKENTHAL et THILO-KRUMBACH).

Matériel.

Nos observations ont été faites sur des embryons de *Morchellium argus* provenant de colonies recueillies dans l'herbier en face du laboratoire de Roscoff (France, Finistère). On sait que les embryons poursuivent leur développement dans la poche cloacale, devenue incubatrice des Ascidiozoïdes adultes. Il est donc aisé d'extraire des embryons à différents stades de développement. Fixés au liquide de Bouin, les embryons sont colorés au carmin boracique, éclaircis à l'essence de girofle, puis après avoir subi le double enrobage (celloïdine paraffine) débités en coupes de 5 μ , traitées à l'hémaréine-éosine.

Les embryons encore inclus dans leur membrane folliculeuse, sont de petits corps ovoïdes rendus opaques par l'abondance du deutoplasme. Lorsqu'ils sont éclaircis, ils laissent difficilement percevoir leur organisation.

Les plus jeunes stades que nous ayons examinés correspondent à l'embryon schématisé dans la fig. 1. Ce schéma n'est pas obtenu par l'examen d'un embryon en préparation in toto, mais est dressé par reconstitution, la plus exacte possible, à l'aide d'une série complète de coupes soigneusement mesurées. Cette reconstitution donne la configuration normale des ébauches.

Organisation de l'embryon (fig. 1).

L'embryon est encore inclus dans l'enveloppe folliculeuse. Il y baigne dans un liquide où flottent et se déplacent les cellules du test (fig. 8). A ce stade le siphon buccal est ébauché, le neuropore est fermé, le tube neural est flanqué de la grosse vésicule cérébrale munie des organes sensoriels. Les deux sacs péribranchiaux sont

présents. La cavité endodermique très large et peu différenciée est séparée de l'ectoderme par un mésenchyme mésoblastique.

Les fig. 2, 3 et 4 représentent en coupe transversale la structure histologique de cet embryon.

Les cellules ectodermiques, sont disposées en un épithélium

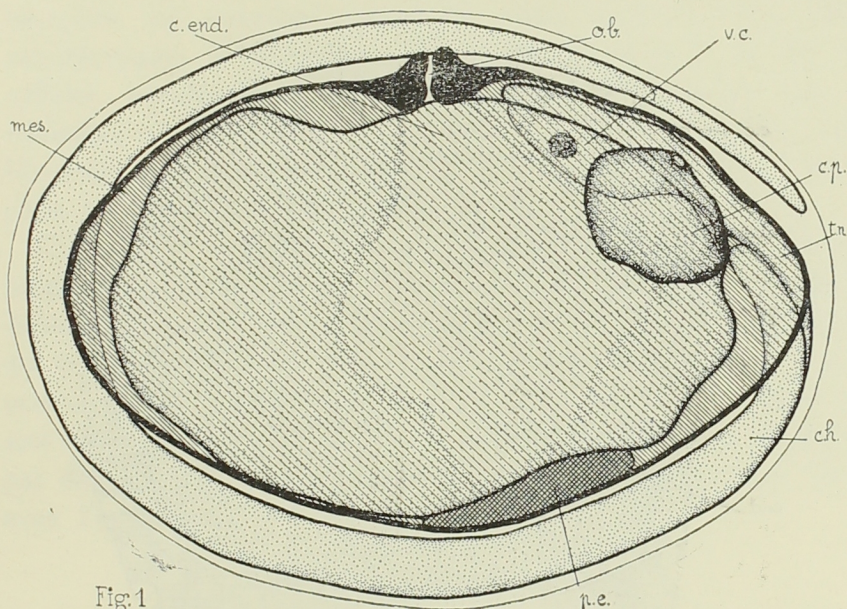


Fig. 1. — Reconstitution d'une jeune larve d'après une série de coupes transversales.

t. n. = tube neural.

v. c. = vésicule cérébrale.

ch. = chorde.

c. end. = cavité endodermique.

o. b. = orifice buccal.

c. p. = cavité péribranchiale gauche.

mes. = mésoderme.

pe. = péricarde.

régulier. Elles restent fortement vacuolisées, bourrées d'inclusions deutoplasmiques qui rejettent excentriquement les noyaux et masquent souvent les limites cellulaires.

L'endoderme est formé de cellules énormément dilatées par les nombreuses et grosses inclusions deutoplasmiques sphéroïdales. Leurs limites sont indiscernables. En coupes transversales les noyaux paraissent épars le long de filets cytoplasmiques qui forment un réseau lâche et irrégulier autour du vitellus.

Ce deutoplasme est utilisé au cours de la croissance. Les cellules s'en libèrent progressivement et selon l'intensité de leur activité organogénétique. On observe d'ailleurs dans les coupes 2 et 8 l'expulsion du deutoplasme dans la cavité endodermique où il forme

une masse vitelline homogène. L'épuration par les cellules de leur deutoplasme, étant fonction de l'intensité organogénétique, est plus avancée dans les portions dorsales endodermiques sous-jacentes au tube neural, là précisément où se forme le pharynx de la larve. Les parois pharyngiennes y sont donc plus amincies, elles ont pris la

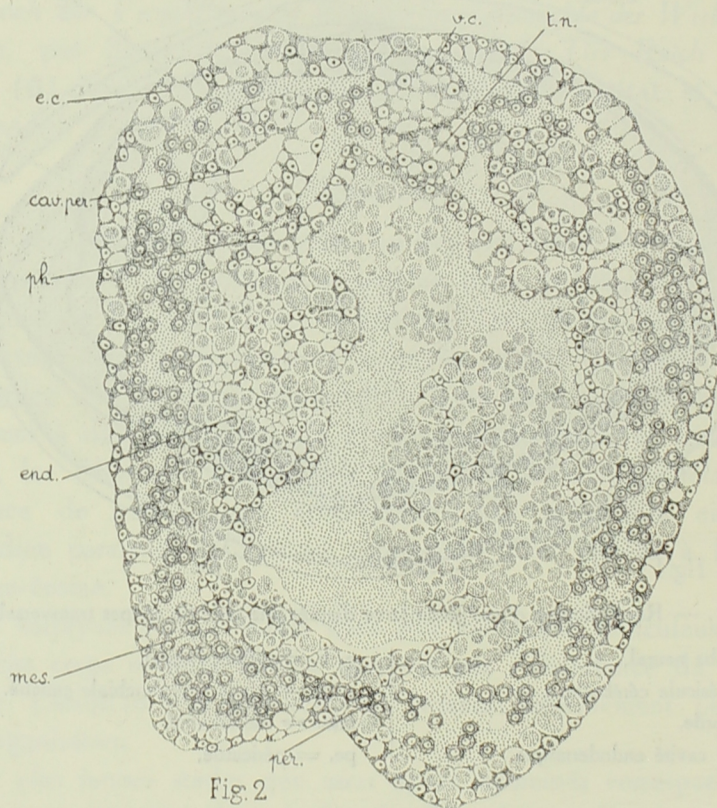


Fig. 2

Fig. 2. — Coupe transversale d'une jeune larve (fig. 1).

ec. = ectoderme.
end. = endoderme.
ph. = pharynx.
cav. pér. = cavités péribranchiales.

t. n. = tube neural.
més. = mésoblaste.
pér. = péricarde.

disposition en épithélium régulier, qui forme, en coupe transversale, une voûte trapézoïdale au-dessus de la vaste cavité endodermique et deutoplasmique. Les parois latérales du pharynx ne sont pas rectilignes, mais décrivent une inflexion vers l'intérieur, inflexion où s'enchassera chacune des cavités péribranchiales, ainsi qu'il sera dit plus loin. En avant de l'extrémité antérieure du tube neural flanqué

de la vésicule cérébrale, une évagination du plafond pharyngien est en contact avec une inflexion ectodermique pour ébaucher le siphon buccal.

L'espace blastocoelien de la larve est occupé latéralement par le mésoblaste. Les cellules mésoblastiques se sont épurées de leur deutoplasme. Elles sont arrondies, amiboïdes. Leur cytoplasme basophile est concentré autour du noyau nucléolé. Ces cellules mésoblastiques se distinguent donc très nettement à la fois des cellules ectodermiques et des cellules endodermiques que les inclusions vitellines rendent acidophiles. De plus ces cellules mésoblastiques basophiles baignent dans une substance homogène acidophile qui paraît bien provenir du vitellus expulsé.

Ces cellules mésoblastiques sont disloquées, ou groupées en amas irréguliers et lâches. Elles forment entre l'ectoderme et les parois deutoplasmiques de l'endoderme deux masses latérales de mésenchyme qui se rencontrent dans les régions postérieure et antérieure et la portion dorsale prébuccale de la larve. En arrière de la bouche, elles sont séparées par les éléments neurochordaux. Elles ne se rencontrent pas dans la région médio-ventrale où l'endoderme est en contact avec l'ectoderme.

Les cavités péribranchiales.

Les cavités péribranchiales se sont constituées. Les fig. 2, 3 et 4 nous en montrent l'origine. En deux points dorsaux symétriques, gauche et droit, entre la vésicule cérébrale et l'extrémité antérieure de la chorde, les cellules ectodermiques encore remplies d'inclusions vitellines, s'infléchissent, formant deux sacs latéro-dorsaux qui descendent jusqu'au niveau du pharynx. Ce sont les vésicules péribranchiales. Les cellules qui constituent leur paroi gardent tous les caractères des cellules ectodermiques. Mais la continuité entre la paroi péribranchiale et l'ectoderme ne peut être observée que sur les deux ou trois coupes qui passent par l'introflexion. Celles-ci sont rarement atteintes d'ailleurs par la même coupe.

Les deux sacs ectodermiques péribranchiaux s'allongent antéro-postérieurement mais la cavité reste petite, et la communication avec l'extérieur est si étroite qu'elle paraît plutôt virtuelle.

Les cavités péribranchiales sont donc bien ectodermiques. Le feuillet interne de chacune d'elles, vient s'appliquer contre la paroi latérale pharyngienne correspondante, laquelle, ainsi qu'il fut dit précédemment, s'infléchit vers l'intérieur de la cavité pharyngienne.

L'évolution ultérieure des cavités péribranchiales et du pharynx sera reprise dans le chapitre suivant.

L'ébauche péricardique.

Au stade figuré par le schéma 1, le plus jeune que nous ayons eu l'occasion d'observer, l'ébauche péricardique est présente.

La fig. 2 nous en donne l'aspect en une coupe transversale. C'est une plaque médiane placée entre l'endoderme et l'ectoderme

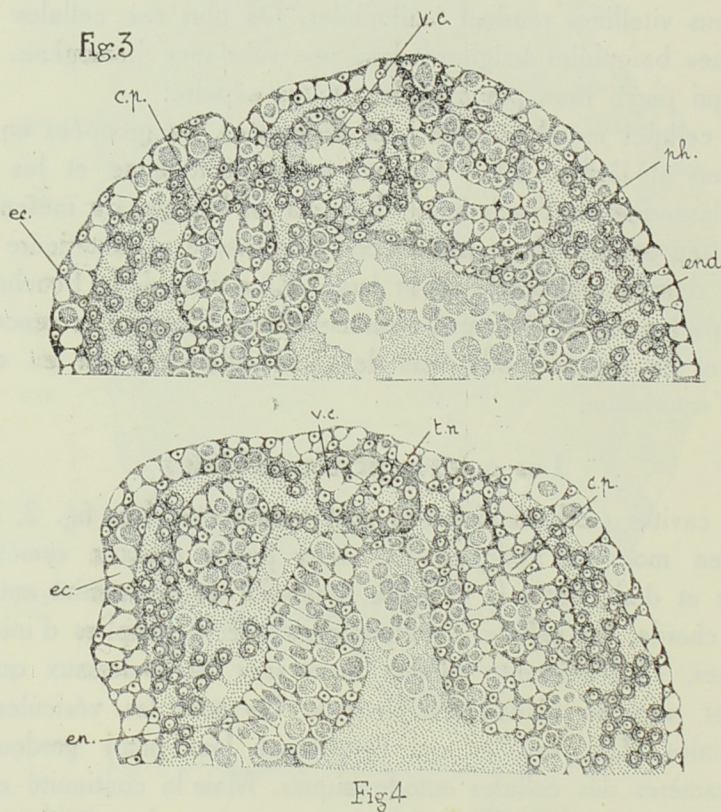


Fig. 3 et 4. — Coupe transversale d'une jeune larve (fig. 1) passant par l'introflexion ectodermique formant les cavités péribranchiales (indications, voir fig. 2).

et qui se situe dans la région postérieure ventrale du corps de la larve, mais entre des plans transversaux passant entre la vésicule cérébrale et l'extrémité antérieure de la corde. Elle est formée plus exactement de deux légers bourrelets massifs, plus ou moins réguliers, gauche et droit, coincés entre l'endoderme et l'ectoderme, mais réunis cependant par une bande cellulaire médiane d'une seule couche

de cellules. Les cellules qui constituent cette plaque péricardique sont fortement incrustées dans la paroi endodermique. On pourrait très aisément l'imaginer comme due à une délamination endodermique, tant les contacts entre ces deux éléments sont étroits. Cependant l'étude attentive ne permet pas une telle conclusion. La plaque péricardique est mésoblastique. En ce point, la paroi endodermique a l'aspect typique qu'elle présente partout ailleurs dans le corps larvaire. Ces cellules sont bourrées d'inclusions qui en déplacent les noyaux, masquent les limites, et les rendent acidophiles. Rien n'y indique une activité cinétique qui aurait entraîné une délamination. Par contre, les cellules de l'ébauche péricardique sont très fortement basophiles. Ce sont des cellules à cytoplasme condensé. Elles tranchent très nettement entre les cellules pâles de l'ectoderme et de l'endoderme. Elles ont tous les caractères des cellules du mésoblaste environnant. Ce sont des cellules arrondies quoique amiboïdes. Elles se tassent les unes contre les autres, s'aplatissent entre l'ectoderme et l'endoderme, mais d'autre part s'incrudent entre les énormes cellules endodermiques riches en deutoplasme vitellin.

La seule interprétation qu'un tel stade suggère, c'est que les cellules mésoblastiques du mésenchyme latéral, subissent une descente ventrale, et par mouvement amiboïde tendent à se frayer un passage entre l'endoderme et l'ectoderme fortement accolé dans la région médio-ventrale de telle sorte que quelques unes s'insinuent en une couche unicellulaire médiane, tandis que les autres se tassent dans l'encoignure endo-ectodermique pour former les deux bourrelets latéraux de la plaque péricardique. Cependant on ne comprendrait pas qu'un tel mouvement puisse être localisé à cette région ventrale, et non à toute la région ventrale. D'autre part, les prolongements latéraux du mésoblaste primaire et encore massif signalés par DE SELYS LONGCHAMPS (5) chez la Claveline, nous induit à penser, que l'ébauche mésoblastique du péricarde telle que nous venons de la décrire, est déjà en place depuis un stade bien antérieur, et bien avant que le mésoblaste latéral ne soit disloqué. Nous y viendrons dans les conclusions.

Quoi qu'il en soit, l'aspect de l'ébauche médiane mésoblastique du péricarde indique qu'elle est morphologiquement double, formée par deux petits amas cellulaires latéraux et symétriques, mais confluant par un pont cellulaire médian entre l'ectoderme et l'endoderme.

Les fig. 5, 6 et 7 correspondent à un stade encore fort semblable à celui de la fig. 1. L'ébauche cardiaque y est plus développée. Elle est très nettement visible, mais sa structure est superposable à ce que nous venons de décrire.

Les coupes 5 et 7 passent immédiatement en avant et en arrière de l'ébauche cardiaque. Elles sont destinées à montrer qu'au-delà



Fig. 5.



Fig. 6

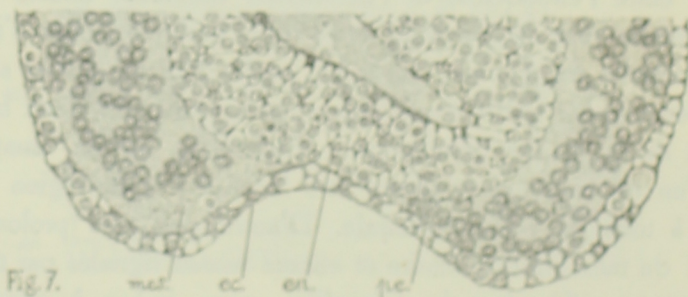


Fig. 7.

Fig. 5, 6 et 7. — Coupes transversales passant en avant (5), au milieu (6) et en arrière de l'ébauche péricardique (7) d'une jeune larve (fig. 1).

ec. = ectoderme.
end. = endoderme.

més. = mésoderme.
pe. = péricarde

et en-deçà de cette ébauche, l'endoderme reprend contact étroit avec l'ectoderme. L'ébauche mésoblastique péricardique est nettement localisée. Elle s'étend sur 15 coupes de 5 microns dans une larve correspondant à la fig. 1 et comprenant 95 coupes.

La coupe 6 passe en plein dans l'ébauche cardiaque; elle se distingue plus nettement encore de l'ectoblaste et de l'endoblaste

restés inchangés. Les bourrelets latéraux sont plus épais, pluristratifiés mais réunis dans la région médiane. L'ébauche reste unique. Il est à remarquer que ces bourrelets sont souvent inégaux, l'un

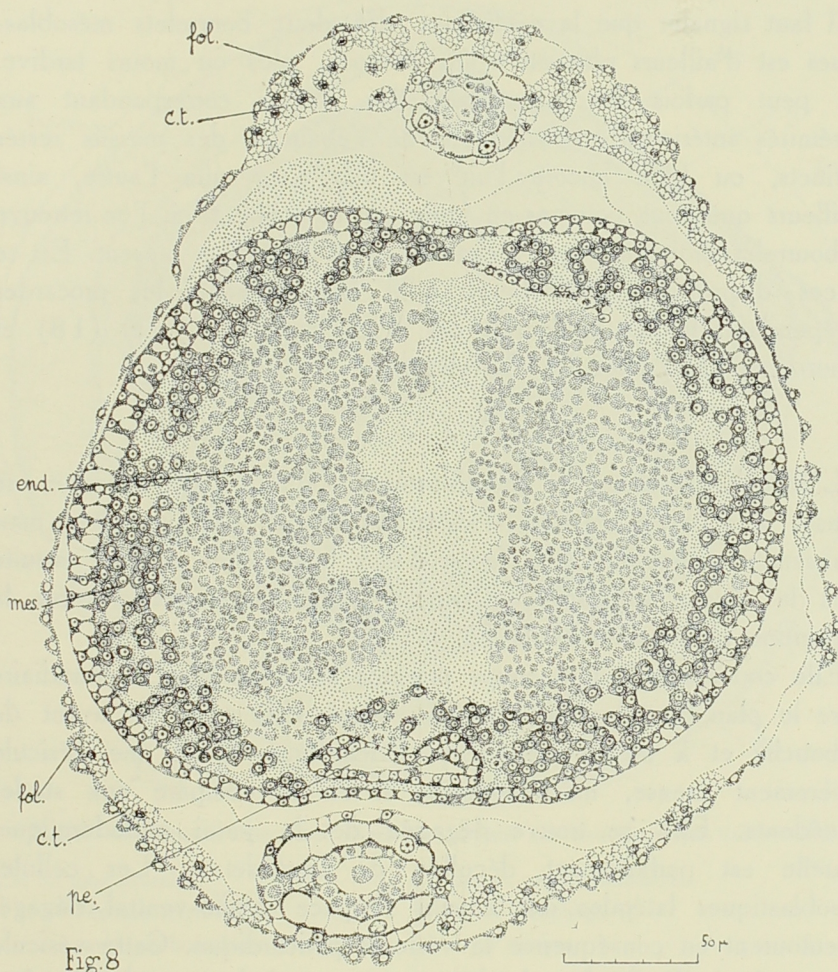


Fig. 8

Fig. 8. — Coupe oblique entre le plan transversal et le plan frontal d'une larve légèrement plus âgée que celle de la fig. 1.

fol. = membrane folliculeuse.

c. t. = cellules du test.

end. = endoderme.

mes. = mésoderme.

pe. = vésicule péricardique.

étant généralement plus épais. VAN BENEDEN, JULIN (18) et PARIDAENS (13) avaient déjà signalé cette asymétrie dans les ébauches initiales du péricarde, qu'ils considéraient comme des procordes endodermiques. La notion de procorde endodermique est

à rejeter ainsi qu'il en sera question dans les conclusions. D'autre part, ces bourrelets souvent inégaux, en leur taille, sont inégalement avancés en leur développement. On peut observer que l'un d'eux se creuse déjà d'une cavité, alors que l'autre reste massif.

Il faut signaler que la confluence des deux bourrelets mésoblastiques est d'ailleurs plus ou moins précoce, plus ou moins tardive. On peut parfois rencontrer dans les coupes correspondant aux extrémités antérieure et postérieure de l'ébauche, des massifs restés distincts, ou bien encore l'un est plus long que l'autre, ainsi d'ailleurs que nous pouvons en juger par la coupe 6 où l'on retrouve le bourrelet droit alors que le gauche n'est déjà plus présent. Est-ce à ces dispositions particulières qu'il faut rattacher les procordes indépendants figurés et décrits par VAN BENEDEN, JULIN (18) et PARIDAENS (13) chez les Clavelines ?

*
* * *

L'ébauche médiane et mésoblastique primitivement massive, se creuse. Une cavité apparaît d'abord en chacun des bourrelets, mais non synchroniquement, à la façon d'une fissure qui s'étend ensuite dans la région médiane. L'ébauche péricardique prend alors la disposition représentée en la fig. 8.

Elle correspond à une coupe orientée selon un plan intermédiaire entre le plan frontal et le plan transversal. Elle passe en avant de la bouche et à travers l'ébauche péricardique. C'est une vésicule entièrement creuse, mais agrandie si on la compare aux stades précédents. Elle se trouve dégagée de la paroi endodermique, laquelle est parfaitement décollée de l'ectoderme. Les cellules mésoblastiques latérales ont envahi l'espace médio-ventral dégagé, et entourent en conséquence la vésicule péricardique. Cette vésicule porte toujours l'indication de sa structure morphologique double. Les cavités sont largement béantes dans ce qui correspond aux bourrelets latéraux, elles confluent par une fissure médiane. Il en résulte que le plafond péricardique est affaissé dans le plan médian, formant une gouttière. Cette gouttière dorsale du plafond péricardique représente la future cavité cardiaque qui sera entièrement délimitée lorsque les deux crêtes de la gouttière péricardique se sont rejointes dorsalement en un raphé cardiaque ainsi que cela a été décrit.

Ebauche médiane unique, le péricarde conserve et accentue même l'origine double de ses premières ébauches mésoblastiques symétriques gauche et droite.

Il arrive d'ailleurs, qu'à ce stade, comme aux stades précédents, les deux formations latérales du péricarde, restent isolées plus ou moins complètement, sous la forme de deux tubes antérieurs ou

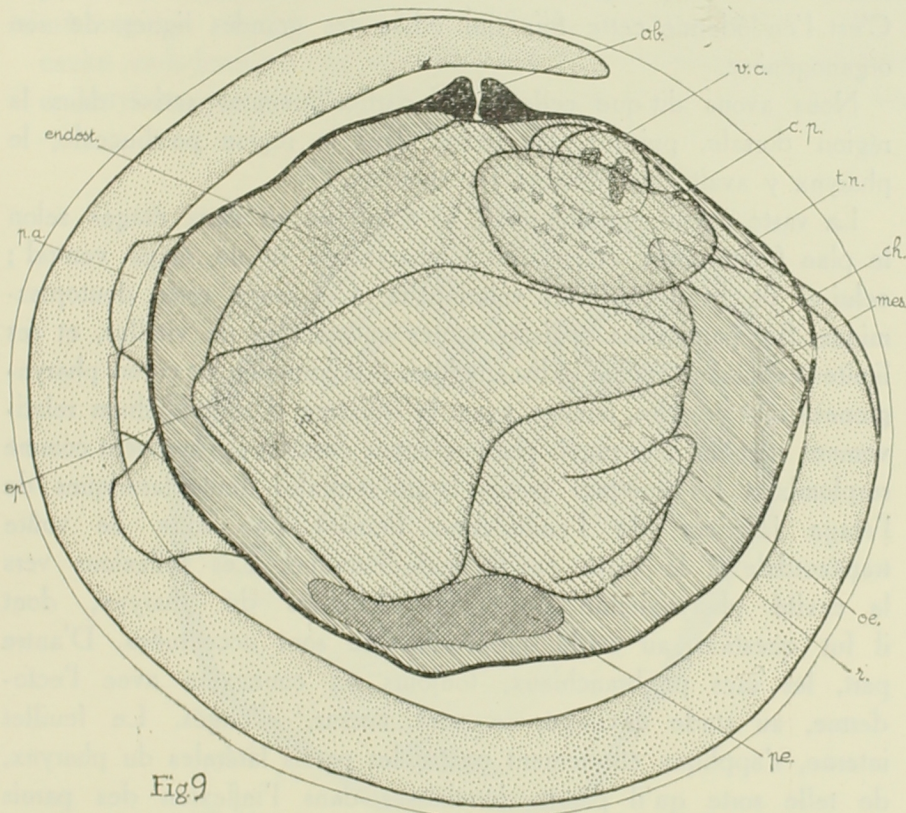


Fig 9

Fig. 9. — Reconstitution d'une jeune larve d'après une série de coupes transversales.

t. n. = tube neural.
v. c. = vésicule cérébrale.
c. p. = cavité péribranchiale gauche.
mes = mésoderme.
pe. = vésicule péricardique.

pa. = papilles adhésives.
œ = œsophage.
r. = rectum.
endost. = endostyle.
ep. = épicarde.

postérieurs qui correspondent peut-être ainsi que nous l'avons vu aux tubes procardiques.

*
* * *

Pharynx, tube digestif, épicarde.

Le second stade dont il sera question ici est représenté par le schéma 9 obtenu par reconstitution à partir d'une série complète de

coupes. L'organogénèse y est plus avancée. Le péricarde a la structure décrite précédemment : une vésicule close, dont la paroi dorsale est déprimée en une gouttière cardiaque. La vésicule cérébrale munie des deux organes sensoriels est entièrement différenciée. C'est l'endoderme cette fois qui édifie les grandes lignes de son organogénèse.

Nous avons dit que celle-ci est particulièrement active dans la région dorsale, puisque, du moins dans la région postbuccale, le pharynx y avait déjà dessiné les contours.

La vaste cavité endodermique se subdivise en deux étages selon le plan frontal : un étage dorsal pharyngien et un étage ventral ; celui-ci de beaucoup plus volumineux. Cet étage reste deutoplasmique. Ses parois sont épaisses, toutes encombrées de vitellus, et ses limites cellulaires encore indiscernables. Au contraire, les parois pharyngiennes sont épurées, minces, ayant la structure d'un épithélium relativement régulier. Les parois pharyngiennes dorsales apparaissent comme surplombant les énormes parois latéro-ventrales deutoplasmiques de l'étage inférieur de l'endoderme formant une sorte de voûte trapézoïdale à la vaste cavité endodermique. Les inflexions vers la cavité pharyngienne des parois latérales du pharynx, dont il fut question au stade précédent, se sont accentuées. D'autre part, les sacs péribranchiaux, toujours en connexion avec l'ectoderme, au stade envisagé, se sont accrus, allongés. Le feuillet interne, s'applique étroitement contre les parois latérales du pharynx, de telle sorte qu'il paraît s'enchasser dans l'inflexion des parois pharyngiennes. Enfin le feuillet interne des cavités péribranchiales et la paroi pharyngienne, ainsi emboîtés, prennent contact en deux séries de ponts cellulaires qui sont les ébauches des trémas branchiaux. Chacun d'eux se constitue par une évagination localisée de la paroi pharyngienne se soudant à un épaississement correspondant du feuillet interne péribranchial. Ainsi se forme un pont qui se creusera de façon à établir la communication entre la cavité péribranchiale et le pharynx. A ce stade les deux rangées des trémas sont donc déjà présentes.

Toute cette portion pharyngienne, enveloppée des cavités péribranchiales est postbuccale, c'est-à-dire occupe la région dorsale postérieure du corps de la larve, au niveau de l'extrémité antérieure de la chorde, et des organes neurocérébraux.

L'organogénèse s'étend alors en avant de la bouche. La paroi dorsale s'amincit à son tour, devient un épithélium régulier qui

dans le plan médiosagittal parcourt la cavité endodermique de la région dorsale prébuccale à la portion antérieure de la larve pour se terminer à la face ventrale. Cette bandelette épithéliale, ne reste pas simple, mais sur tout son parcours elle forme dans le plan mésosagittal, un gros repli en forme de gouttière ouverte vers la cavité endodermique qui est l'ébauche de l'endostyle. La gouttière endostyiaire partant donc du voisinage de la bouche décrit dans

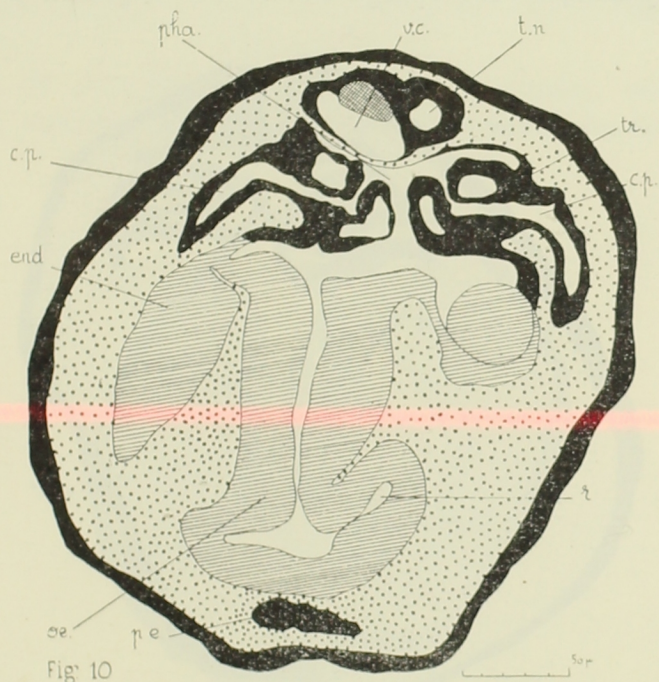


Fig. 10. — Coupe transversale dans une jeune larve (fig. 9) passant par le pharynx (pha.); les cavités péribranchiales (c. p.); la vésicule cérébrale (v. c.); le tube neural (t. n.); l'œsophage (œ.); le rectum (r.); le début de la vésicule péricardique (pe.).

le plan médian un grand arc incurvé en avant et descendant vers la région ventrale.

Nous pouvons envisager à partir de ce moment, deux portions dans le pharynx : une portion postérieure sousjacent au système nerveux et branchial, et une portion antérieure endostyiaire. Ces deux portions pharyngiennes (branchiale, endostyiaire) coiffent toute la grande cavité endodermique restée deutoplasmique.

*
* * *

Toute la région deutoplasmique ventrale est entrée elle aussi en

organogénèse. Dans la portion postérieure, sousjacent à la portion branchiale du pharynx, la paroi endodermique se plisse de façon à édifier, en sa masse, l'ébauche œsophagienne dont l'extrémité distale fermée en cul-de-sac prolifère et remonte pour former la branche rectale. L'anse digestive est donc ébauchée. Les parois restées deutoplasmiques, s'épurent progressivement et plus rapidement que partout ailleurs, de façon à prendre la disposition d'un épithélium cylindrique. L'œsophage s'ouvre très largement à la base

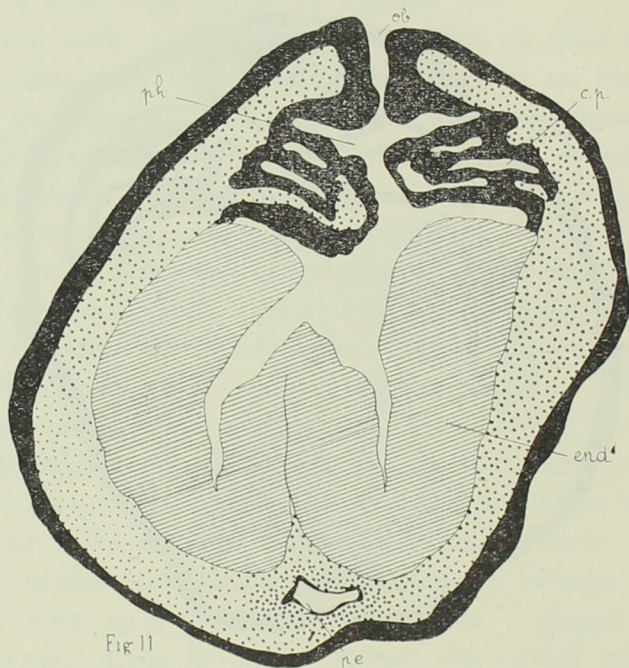


Fig. 11. — Coupe transversale passant par le pharynx (h.); les cavités péribranchiales (c. p.); la cavité endodermique ventrale et son repli ventral (end.); le péricarde (pe) et l'orifice buccal (o. b.). (Larve de la fig. 9).

même du pharynx, si bien que la cavité de celui-ci se prolonge directement et ventralement dans l'œsophage (fig. 10).

Dans la portion antérieure de l'endoderme deutoplasmique, les parois latéro-ventrales restent épaisses et deutoplasmiques, mais au point où elles se rencontrent et ventralement dans le plan sagittal, elles remontent conjointement formant un repli interne qui découpe la cavité endodermique ventrale en deux compartiments latéro-ventraux symétriques gauche et droit. Chacun d'eux est ouvert dans la portion pharyngienne endostylaie (fig. 11). Ces deux énormes compartiments latéro-ventraux, se prolongent vers l'avant

de la larve, en s'amincissant pour former deux culs-de-sac très courts, à gauche et à droite de la base de l'endostyle. Ce sont les ébauches épocardiques (fig. 12).

*
* * *

Lorsque la larve achève sa structure définitive, tout en restant enroulée dans l'enveloppe initiale, les dispositions décrites précédemment se précisent. Nous n'insisterons que sur ce qui intéresse l'épicaide.

Il fut dit précédemment qu'en avant de l'orifice œsophagien, la cavité endodermique ventrale restée fortement deutoplasmique,

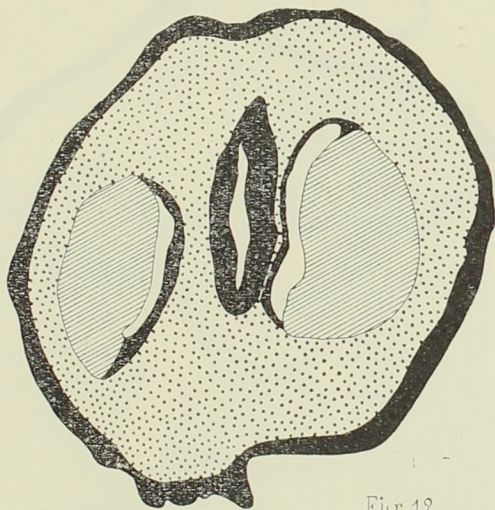


Fig. 12

Fig. 12. — Coupe transversale rasant l'endostyle et entamant les deux diverticules épocardiques postérieurs (larve de la fig. 9).

présentait un repli ventral médian, qui la divise en deux compartiments confluant chacun avec la cavité pharyngienne endostylaire susjacent.

Le repli s'est accentué. Il relie l'œsophage à la base de l'endostyle et représente un pont endostylo-œsophagien qui est le raphé rétro-pharyngien. Il en résulte que les deux portions pharyngiennes, endostylaires et branchiales convergent en une seule cavité pharyngienne dont le pont *endostylo-œsophagien* forme la limite ventrale. A gauche et à droite de ce pont rétropharyngien, s'ouvrent les deux compartiments endodermiques ventraux, et ces deux ouvertures représentent les deux communications épicaidopharyngiennes.

Au delà de l'endostyle, les deux compartiments se prolongent, mais cette fois fermés dorsalement (fig. 13), ils représentent les deux branches de la fourche antérieure de l'épicarde, mais dont les cloisons sont restées deutoplasmiques. Si l'on suit la série des coupes, les deux branches de l'épicarde confluent pour constituer la cavité épicaudique fortement bilobée ventralement et dont les parois latéro-ventrales sont toujours deutoplasmiques (fig. 14). Plus en avant encore à l'extrémité de l'épicarde, les deux compartiments reprennent leur individualité par les deux culs-de-sac que nous avons signalés

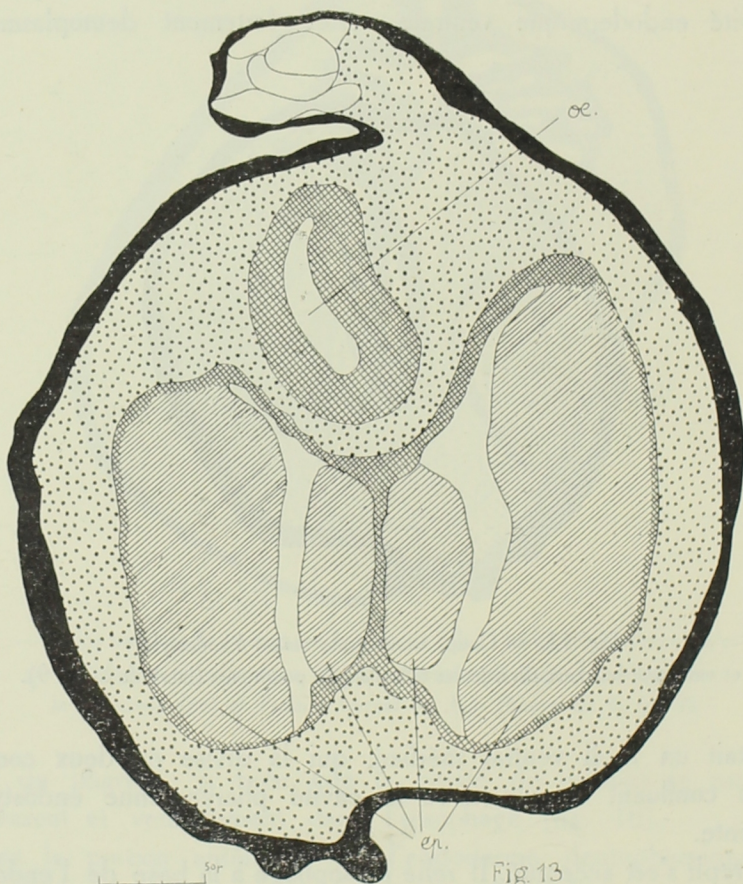


Fig. 13

Fig. 13, 14 et 15. — Coupes transversales d'une larve plus âgée que celle de la fig. 9 et intéressant la région épicaudique.

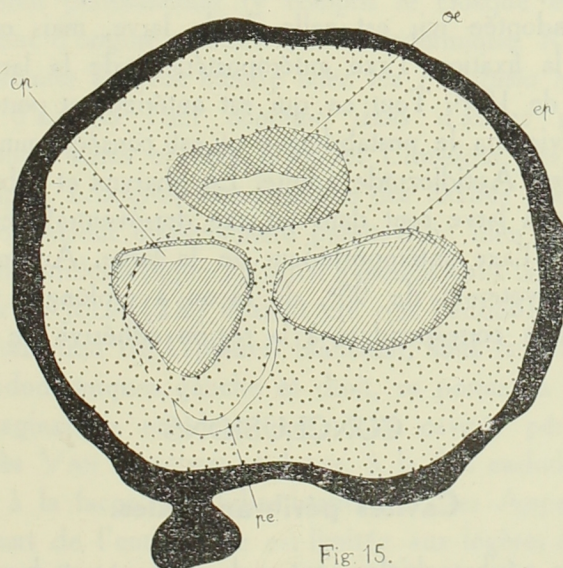
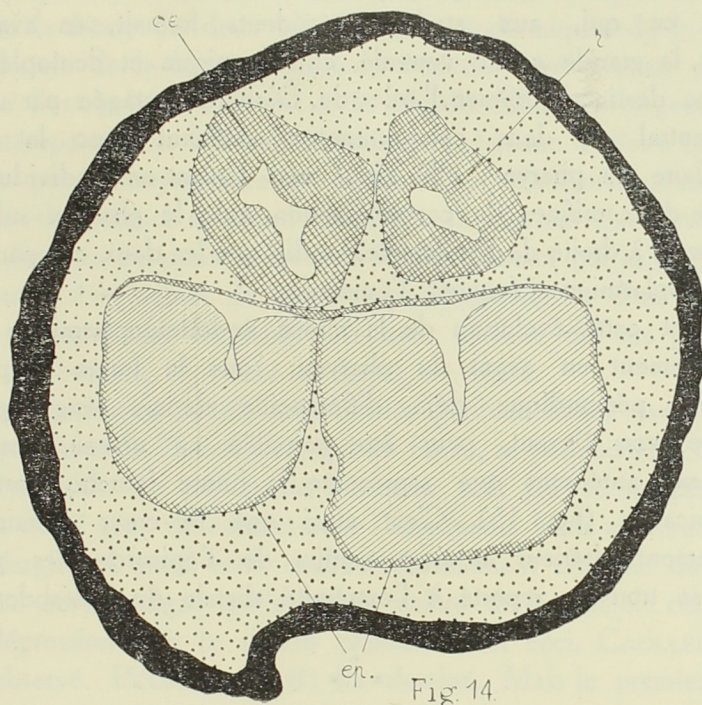
Fig. 13, passant par les deux branches antérieures de l'épicarde.

Fig. 14, passant par la cavité épicaudique (p. 263).

Fig. 15, par les deux branches postérieures de l'épicarde (p. 263).

ep. = épicaudique.
œ. = œsophage.

r. = rectum.
pe. = péricarde.



Légendes (voir page 262).

précédemment (fig. 12) et (fig. 15) et qui représentent les deux branches de la fourche postérieure de l'épicarde de l'adulte.

Tout ce qui, aux stades précédents formait, en avant du pharynx, la grande cavité ventrale, endodermique et deutoplasmique est donc destinée à former l'épicarde. D'abord partagée par un repli médioventral en deux compartiments confluant avec la portion endostylaïre du pharynx, elle glisse vers l'avant en s'individualisant. Mais les deux orifices de communication avec le pharynx subsistent à gauche et à droite de l'endostyle, tandis que les deux compartiments endodeutoplasmiques forment l'épicarde.

Pendant cette évolution de la masse endodeutoplasmique et de son glissement en avant du pharynx, sous la forme d'épicarde, la cavité péricardique déjà différenciée depuis longtemps, est entraînée vers l'avant, pour être refoulée au niveau des deux culs-de-sac antérieurs que représente la future fourche postérieure de l'épicarde (fig. 15). C'est ainsi que le cœur entraîné par l'allongement ultérieur et si particulier de l'épicarde des polyclinidae, se trouvera reporté à l'extrémité distale du postabdomen.

*
* * *

A partir de ce moment, le présent travail rejoint celui auquel nous avons consacré le développement embryonnaire après la fixation et la métamorphose (21). Rappelons seulement que l'orientation que nous avons adoptée ici, est celle de la larve, mais on sait qu'au moment de la fixation, l'axe antéropostérieur de la larve va subir une rotation de 180°. Tout ce qui est antérieur et porte les papilles adhésives deviendra le postabdomen et est conséquemment la région postérieure de l'*Ascidiozoïde* adulte. Le pharynx et l'abdomen (anse digestive) de la larve sont dans un axe dorsoventral c'est-à-dire perpendiculaire à l'axe antéropostérieur de la larve. Au moment de la fixation, ils pivoteront de 90°, de façon à prolonger vers le haut le postabdomen correspondant à la région adhésive de la larve.

CONCLUSIONS

Cavités péribranchiales.

Les cavités péribranchiales sont exclusivement ectodermiques. Cette conclusion confirme les observations faites par CAULLERY (1) sur les

Aplousobranchiata (Ascidies composées: *Distaplia rosea*, *Circinalium conrescens*, *Parascidia Giardi*, *Glossophorum luteum*). Elles apparaissent sous la forme de deux introflexions ectodermiques de la région postérodorsale de la larve, derrière la vésicule cérébrale un peu en avant de l'extrémité antérieure de la chorde. Elles s'allongent selon l'axe antéropostérieur. Le feuillet interne de chacune d'elles s'applique contre la paroi pharyngienne qui lui fait face, s'emboîte même dans l'inflexion de celle-ci et prend contact avec elle par des ponts cellulaires disposés en deux rangées et formés chacun par la confluence d'une petite évagination de la paroi pharyngienne et d'un épaississement correspondant du feuillet interne. Chacun de ces ponts ou boutons de contact, se creuse et forme un trema.

La communication initiale des cavités péribranchiales avec l'ectoderme, par suite de l'introflexion qui les forme, se pédunculise, devient étroite, virtuelle. Le pédoncule lui-même finit par se rompre. Les vésicules n'ont plus de contact avec l'ectoderme. Mais ultérieurement, elles s'élargissent, pour venir confluer dorsalement chacune dans une dépression ectodermique médiane, en arrière de la vésicule cérébrale. Cette dépression sera le siphon cloacal. Tout ceci, CAULLERY (1) l'avait observé. POURBAIX (16) l'a dessiné. Mais le premier stade d'introflexion ectodermique, a échappé à cet auteur, ce qui l'avait amené à admettre l'origine endodermique des cavités péribranchiales, comme PIZON (14) l'avait fait à propos des Botrylles.

Tout l'appareil péribranchial (y compris le cloaque et le siphon cloacal) est donc d'origine exclusivement ectodermique. KOWALEVSKY (10) fut le premier à l'avoir montré chez les *Phallusia mammilata*; bon nombre d'auteurs l'ont confirmé dans d'autres groupes de Tuniciers. Nous l'avons observé chez les *Clavelina*, les *Archiascidia* et les Salpes. L'origine ectodermique des cavités péribranchiales dans le développement embryonnaire paraît donc bien générale, alors que leur origine endoblastique est aussi générale dans la blastogénèse. VAN BENEDEN et JULIN (18) avaient cru que l'endoderme avait une part dans la formation de l'appareil branchial, sous la forme de deux diverticules endodermiques gauche et droit, se portant à la rencontre des deux invaginations ectodermiques. Les cavités péribranchiales seraient, d'après VAN BENEDEN et JULIN, à la fois endodermiques et ectodermiques à la façon des tubes branchiaux des Appendiculaires. En réalité la part de l'endoderme est limitée aux légères évaginations qui concourent à la formation des tréma. L'endoderme n'intervient pas dans la formation des sacs péribranchiaux.

L'origine du péricarde.

La vésicule péricardique est d'origine mésoblastique et morphologiquement double.

L'ébauche la plus primitive que nous ayons observée est une plaque médiane coincée dans le plan médian entre l'ectoderme et l'endoderme. Cette lame est épaissie latéralement en deux bourrelets marginaux se rencontrant sous l'endoderme par un pont d'une seule couche de cellules. Cette ébauche se creuse d'une cavité, laquelle apparaît d'abord, mais non synchroniquement, dans les bourrelets pour confluer par une fissure médiane. Il en résulte que la vésicule péricardique présente généralement une gouttière dorsale, gouttière qui délimitera la future cavité cardiaque.

Cette ébauche unique et médiane du péricarde sous la forme d'une "plaque cardiaque" sous-jacente à l'endoderme, correspond à ce que certains auteurs ont observé: KOWALEVSKY (11) et tout particulièrement SEELIGER (17) et KUHN (12) qui ont étudié sa formation chez *Clavelina*.

Mais cette ébauche est morphologiquement double. Nous avons dit que si les deux bourrelets latéraux qu'on y observe sont réunis dans le plan médian, il nous est arrivé de constater chez certains embryons qu'ils peuvent être plus ou moins partiellement séparés, du moins dans les premiers stades. Si bien que dans une ou deux coupes, ils donnent l'aspect des deux procordes gauche et droit que VAN BENEDEN et JULIN (18) ont considérés chez la *Clavelina* comme étant les ébauches du péricarde et que PARIDAENS (13) reproduit en son travail sur le même matériel.

Quoique nous ne l'ayons pas observé, il est donc vraisemblable que l'ébauche initiale se présente sous la forme de deux massifs gauche et droit, symétriques, coincés dans l'encoignure que forment ventralement l'endoderme et l'ectoderme. C'est cette double ébauche que DE SELYS LONGCHAMPS a observé chez les *Ciona intestinalis* (4) et qu'il décrit en son récent mémoire chez les *Clavelina* (5).

SEELIGER (17) et KUHN (12) ont admis que l'ébauche péricardique était due à une délamination ventrale médiane aux dépens de l'endoderme. Ainsi que nous l'avons rappelé, il faut reconnaître que la plaque cardiaque coincée entre l'ectoderme et l'endoderme est quelque peu irrégulière et fortement incrustée à l'endoderme. Cependant la formation de l'ébauche péricardique, par délamination aux dépens de l'endoderme ne peut être admise. Ainsi que le déclare DE SELYS LONGCHAMPS (5) "Il n'est pas, à ma connaissance que

l'on ait jamais observé nettement des figures, montrant la ségrégation des cellules cardiaques hors de l'entoblaste". D'autre part, les cellules de l'ébauche péricardique, si étroitement accolées à l'endoderme et à l'ectoderme d'ailleurs, n'ont le caractère histologique ni de l'un ni de l'autre. Ce sont des cellules mésoblastiques, condensées, basophiles, arrondies et amiboïdes, qui se délimitent et se distinguent très nettement des cellules pâles deutoplasmiques, acidophiles de l'endoderme. Mais comme l'observe DE SELYS LONGCHAMPS (4) pour les *Clavelines* ces cellules mésoblastiques "bousculent l'endoblaste pour se faire place, dérangent les lourdes cellules vitellines auxquelles elles induisent vraisemblablement une certaine activité".

*
* * *

KOWALEWSKY (11) et VAN BENEDEN lui-même (19) avaient déjà émis l'idée que l'ébauche péricardique pourrait bien être mésoblastique. L'ébauche péricardique se serait-elle formée par regroupement des cellules mésoblastiques sous l'endoderme, où elles s'insinueraient grâce à leur mouvement amiboïde? C'est bien ce qui à première vue, semble ressortir de l'examen des préparations chez les *Polyclinidae*. Les cellules mésoblastiques se séparent, forment des grappes plus ou moins disloquées, présentent à gauche et à droite une descente ventrale donnant l'impression de s'être insinuée sous l'endoderme pour envahir dans le plan médian l'espace compris entre l'ectoderme et l'endoderme.

Cependant nous n'avons dans nos préparations aucun fait qui puisse nous permettre de décider si réellement l'ébauche péricardique s'est formée par regroupement des cellules mésoblastiques du mésenchyme latéral, ou si cette ébauche était déjà en place avant la dislocation du mésoblaste latéral, c'est-à-dire au stade du mésoblaste primaire. Or, c'est cette seconde interprétation qui d'après DE SELYS LONGCHAMPS (5) est la vraie chez les *Clavelines* où les processus embryologiques sont restés plus typiques. Cet auteur y reconnaît "l'origine mésoblastique primaire" de l'ébauche cardiaque à un stade où la larve présente un neuropore ouvert. "Le mésoblaste est encore aggloméré, formant deux masses compactes symétriques, à droite et à gauche de l'extrémité antérieure de la chorde dorsale sur les côtés de laquelle ce mésoblaste s'apprête à donner les cellules musculaires de la queue". Mais à ce niveau précisément "le mésoblaste du tronc larvaire, à peu près entièrement dorsal et appelé à se dissocier bientôt en mésenchyme libre dans le blastocoele, envahirait pourtant ventrale-

ment de chaque côté, un prolongement étroit gagnant en s'incurvant la région postéroventrale du pharynx". Le trajet de ces prolongements, incurvés et étroits ne comportent guère qu'une file de grosses cellules qui viennent, grâce à leur mouvement amiboïde s'intercaler "ventralement de part et d'autre du plan médian, entre l'ectoblaste et l'endoblaste dont elles dépriment profondément la base".

Chacune de ces files mésoblastiques prenant "l'aspect d'un train cellulaire se dirigeant vers l'emplacement qui les appelle..." forment deux petits amas symétriques secondairement fusionnés en une plaque impaire et médiane serrée entre les deux feuillets primaires".

"Ajoutons, dit encore DE SELYS LONGCHAMPS (5) que la continuité entre le mésoblaste latérodorsal et les ébauches cardiaques paraît très fugace, et dès que le contingent des cellules cardiaques a pris sa position définitive, la liaison est rompue, par retrait des ponts cellulaires qui, sur les flancs, assuraient la continuité. Cette rupture se fait avant que le mésoblaste ne soit disloqué de sorte que lorsque cette dislocation s'opère, l'ébauche cardiaque mésoblastique est depuis longtemps en place". C'est à ce stade que nous avons trouvé l'ébauche péricardique chez les *Polyclinidae*.

Sans que nous puissions le démontrer, n'ayant pas eu de stade assez jeune et tout en reconnaissant que l'embryologie des *Polyclinidae* offre des phénomènes d'accélération — c'est selon, l'interprétation de DE SELYS LONGCHAMPS que nous chercherons l'origine de l'ébauche cardiaque des *Polyclinidae*. Chez ceux-ci comme chez les *Clavelines* le péricarde se formerait à partir de deux massifs mésoblastiques ventraux, sous-endodermiques, gauche et droit, issus eux-mêmes des deux expansions ventrales du mésoblaste primaire gauche et droit, expansions homologues aux lames latérales du mésoblaste qui, chez les vertébrés, par leur portion ventrale, donnent le péricarde.

*
* * *

Epicarde.

L'épicarde est indépendant du péricarde. C'est ce que DAMAS (2) et DE SELYS LONGCHAMPS (4) avaient déjà conclu de leur recherche sur les *Ciona*. SEELIGER (17) et KUHN (12) l'avaient également reconnu chez les *Clavelines*. La formation de l'épicarde se poursuit bien après celle du péricarde contrairement à ce que prétendaient VAN BENEDEN et JULIN (18) qui voyaient dans les procordes — diverticules endodermiques — les ébauches communes du péricarde

et de l'épicaire. L'épicaire et le péricarde sont des formations étrangères l'une à l'autre. C'est lorsque, le péricarde est déjà complètement formé, a pris l'aspect définitif d'une vésicule dont le plafond infléchi délimite la cavité cardiaque, que l'épicaire apparaît.

Il est endodermique. Il dérive de la portion antérieure ventrale de la grande cavité endodermique restée deutoplasmique et sousjacent à la portion endostylaie de la cavité pharyngienne.

Cette portion de la cavité endodermique, tout en se plissant ventralement, se dégage de la cavité pharyngienne, en se déplaçant et s'allongeant vers la région antérieure papillaire de la larve (le futur postabdomen de l'adulte). Elle reste toutefois en communication avec le pharynx par deux larges orifices à gauche et à droite de la base endostylaie. Par son allongement vers la région antérieure papillaire il entraîne le péricarde, qui chez l'adulte sera refoulé conjointement à la croissance de l'épicaire jusqu'à l'extrémité du postabdomen.

*
* * *

Au fur et à mesure que se poursuit le développement, les cellules s'épurent de leur deutoplasme en fonction de leur activité organogénétique. Celle-ci paraît se propager dans le corps larvaire selon un gradient partant d'un centre correspondant à la région dorsopostérieure, c'est-à-dire neurochordale, vers la région antérieure (papillaire). Les régions périphériques en sont les premières atteintes, c'est-à-dire l'ectoderme, le mésoderme, la portion dorsale de la cavité endodermique. Ici c'est la région branchiale sous-jacente aux éléments neuraux qui s'édifiera la première, puis l'organogénèse se poursuit par l'endostyle. Toute la partie ventrale de l'endoderme est plus lente à se différencier, mais elle commence dans la région postérieure en constituant l'anse digestive et ce n'est que plus tardivement qu'elle assure vers l'avant la formation de l'épicaire. C'est dans l'épicaire d'ailleurs que le deutoplasme subsiste le plus longtemps. Il reste localisé dans les énormes parois épicaïques après la fixation, et jusqu'au moment où l'Ascidiozoïde grandissant, le postabdomen s'allonge soudain considérablement (BRIEN, 21).

Liste Bibliographique

1. CAULLERY, 1895. — Contribution à l'étude des Ascidies. *Bul. Sc. France-Belgique*, XXVII.

2. DAMAS D., 1899. — Les formations épicaudiques chez *Ciona intestinalis*. *Arch. de Biol.*, t. XVI.
3. DELLA VALLE, 1881. — Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. *Atti Accad. Linnei*, 3, Mem. X.
4. DE SELYS LONGCHAMPS, 1900. — Développement du cœur, des péricardes et des épicaudiques chez *Ciona intestinalis*. *Arch. de Biol.*, t. XVII.
5. DE SELYS LONGCHAMPS, M., 1938. — Origine des premières ébauches cardiaques chez les Tuniciers. *Volume Jubilaire Caullery*.
6. HUUS, 1936. — Ascidiae. *Handbuch der Zoologie*. Kükenthal. Thilokrumbach.
7. HJORT, J., 1893. — Ueber den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. *Mith. a. d. Zool. Stat. Neapel.*, vol. 10.
8. JULIN, CH., 1895. — Recherches sur la blastogénèse chez *Distaplia rosea*. *Compt. rend. Congr. Intern. Zool.*, III. Leyde.
9. JULIN, CH., 1899. — Contribution à l'histoire phylogénétique des Tuniciers *Trav. Stat. Zool.*, Wimereux VII.
10. KOWALEVSKY, A., 1866. — Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. *Mém. de l'Acad. des Sc. de Petersb.*, Sér. 7, t. X, n° 15.
11. KOWALEVSKY, A. 1871. — Weitere Studien über die Entwicklung der Einfachen Ascidien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bad VII.
12. KUHN, G., 1903. — Ueber die Entwicklung der Herzens der Einfachen Ascidien. *Morph. Jahrb.* XXXI., 4.
13. PARIDAENS, G., 1933. — A propos de la formation de l'organe cardiopéricardique des Tuniciers. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, t. IV. fasc. 2.
14. PIZON, A., 1893. — Histoire de la blastogénèse chez les *Botryllidae*. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, t. XIV.
15. PIZON, A., 1895. — Evolution du système nerveux et de l'organe vibratile chez les larves des Ascidies composées. *Compt. r. Acad. Sc.*, 120
16. POURBAIX, N., 1930. — Formation des cavités péribranchiales chez les Polyclinidae. *Compt. r. Congr. Nat. des Sc.*, Bruxelles 1930.

17. SEELIGER, O., 1893-1911. — Tunicata. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Reichs*.
 18. VAN BENEDEN et JULIN, 1886. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. *Arch. de Biol.*, t. VI.
 19. VAN BENEDEN, ED., 1881. — Existe-t-il un coelome chez les Ascidies? *Zool. Anz.*, n° 88.
 20. WILLEY, A., 1893. — Studies on the Protochordata. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 34.
 21. BRIEN, P., 1929. — Notes sur le développement de l'épicaarde des *Polycliindae* *Ann. Soc. r. Zoologique de Belgique*, t. LX.
-